半闭弯尾姬蜂寄主搜索中的学习行为

李　欣，刘树生*

（浙江大学应用昆虫学研究所，杭州　310029）

摘要：研究了半闭弯尾姬蜂寄主搜索过程中的学习行为。结果表明，成虫期之前的饲养寄主所取食的寄主植物对成蜂行为没有影响，而雌蜂早期的短暂经历可对其随后的行为反应产生显著影响，从而对已经历的植物气味表现出显著的嗜好，但这种通过学习所表现出的嗜好又可因新的经历而改变。雌成蜂不仅能对其所经历的虫伤寄主植物释放的信息化合物进行学习，而且对其所经历的寄主幼虫的信息化合物也能进行学习。

关键词：半闭弯尾姬蜂；学习行为；寄主搜索行为；挥发物

中图分类号：Q965.9　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296（2003）06-0749-06

Learning in host foraging by the parasitoid *Diadegma semiclausum*（Hymenoptera：Ichneumonidae）

LI Xin，LIU Shu-Sheng*（Institute of Applied Entomology，Zhejiang University，Hangzhou　310029，China）

Abstract：Learning of host and host-plant recognition in the larval parasitoid *Diadegma semiclausum* Hellen（Hym.，Ichneumonidae）was studied. The results show that the host-plants fed on by host larvae of parasitoids during their immature stages did not affect host-plant preference of the ensuing female adults，but brief experiences by female parasitoids at early adult stages significantly affected their subsequent host preferences. Female parasitoids showed significant preferences for plant volatiles they had previously experienced. However，such preferences acquired through learning could be modified by new experiences. Female parasitoids could learn not only the volatile chemicals emitted by host-infested plants，but also the infochemicals emitted by host larvae.

Key words：*Diadegma semiclausum*；learning；host foraging；volatiles

寄生蜂寻找寄主时面对的是一个复杂多变的化学环境（Tumlinson *et al*.，1992）。在这样的动态环境中，寄生蜂可以通过学习行为来适应植物气味化学指纹图的细微变化，从而提高其搜索效率（Vet *et al*.，1995）。近年来，随着行为学和化学生态学的发展，有关寄生蜂寄主搜索过程中学习行为的研究日益受到重视，并取得长足进展（刘树生等，2003）。半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum* Hellen（膜翅目：姬蜂科）是十字花科蔬菜主要害虫小菜蛾 *Plutella xylostella* L. 的一种重要幼期体内寄生蜂（Yang *et al*.，1993）。为此，一些国家和地区已引进该蜂控制小菜蛾，并取得明显效果（Ooi and Lim，1989；Talekar and Shelton，1993；Saucke *et al*.，2000）。研究表明，半闭弯尾姬蜂对小菜蛾幼虫的搜索及寄生能力均强于菜蛾绒茧蜂 *Cotesia plutellae* Kurdjumov（Chua and Ooi，1986；Wang and Keller，2002）。但有关该蜂的学习行为在寄主搜索过程的作用还未见报道。本文以白菜和甘蓝两种蔬菜的虫菜复合体为味源，采用Y型嗅觉仪测试了半闭弯尾姬蜂有了不同经历后的行为反应，旨在深入了解该蜂的寄主搜索行为，为调控其控害作用提供信息。

1　材料与方法

1.1　供试蔬菜

白菜 *Brassica campestris* L. ssp. *pekinensis*，早熟五号，浙江省农科院园艺研究所育种；甘蓝 *Brassica oleracea* L. var. *capitata*，京丰一号，中国农科院蔬菜花卉研究所育种。将两种蔬菜播种于温室内，

基金项目：国家自然科学基金重点项目（39930120）

作者简介：李欣，男，1968年2月生，山西榆次人，博士，从事害虫综合治理研究，现在工作单位：河南农业大学植物保护学院

*通讯作者 Author for correspondence，E-mail：shshliu@zju.edu.cn

收稿日期 Received：2003-01-07；接受日期 Accepted：2003-03-20

2～3 片真叶时移栽于花盆中，待长到 5～7 片叶（甘蓝 5～6 周，白菜 4～5 周）时供试验用。

1.2 供试昆虫

小菜蛾采自杭州市郊区菜地。在（25±1）℃，RH 60%～80%，光照 14L:10 D，光照强度 >1 000 lx 的人工气候养虫室内进行饲养。按李广宏等（1995）的方法收集卵，在 55 cm×55 cm×55 cm 的养虫笼内，分别供以白菜、甘蓝让卵孵化后取食，取三龄小菜蛾幼虫供试。

半闭弯尾姬蜂引自澳大利亚昆士兰州，将带回的蜂茧在人工气候养虫室内羽化，并供以 10% 的蜂蜜水，然后在养虫笼内分别以甘蓝、白菜饲养的小菜蛾进行繁殖。具体方法是将羽化后 2～3 天，并已交配过的蜂引入养虫笼内，供以白菜、甘蓝饲养的小菜蛾 2～3 龄幼虫让其产卵寄生直至结茧。然后将茧收集于保蜂盒内，将盒置于（25±1）℃，RH 80%，光照 14L:10D，光照强度 >1 000 lx 人工气候培养箱内让其发育，待其羽化后供以 10% 的蜂蜜水。取羽化后 1～2 天并已交配过的雌蜂供试。测试前给予不同的经历。

1.2.1 幼期发育及羽化过程中的经历：半闭弯尾姬蜂将卵产于小菜蛾幼虫体内，在寄主幼虫体内完成卵和幼虫的发育，待寄主幼虫老熟并结好薄茧即将化蛹时，蜂的幼虫也接近老熟，这时蜂幼虫将寄主幼虫体内含物全部食尽，只留下表皮，就在寄主幼虫所结的薄茧中结茧化蛹。蛹完成发育变成成蜂时，先咬破蜂茧羽化，然后再穿破寄主的薄茧而出。由此可见，刚羽化出来的雌蜂，既有其在幼期的经历，也有其羽化为成虫之后接触蜂茧及寄主茧的经历，即成虫早期的经历。为了将幼期和成虫早期的经历区分开来，特设计了 6 个不同经历的处理（表 1）。其中幼期-5 和幼期-6 是将离开寄主茧羽化的蜂引入装有约 150 颗甘蓝或白菜上繁殖的蜂羽化后留下的蜂茧及外被小菜蛾薄茧的保蜂盒，30 min 后取出供试。

1.2.2 成虫羽化后的经历：在测试成蜂羽化后的经历时，主要是考虑成蜂期经历的具体内容，但为了辨别出这段时期经历的作用，则还需将在羽化之前经历相同的雌蜂在羽化后给予不同经历的处理。根据这些考虑，共设计了 8 种不同的经历（表 2）。所有供试雌蜂均为正常羽化后 1～2 天并已取食和交配的雌蜂，“成蜂-1”至“成蜂-4”的处理是将雌蜂引入放有相应植株的笼内，30 min 后取出供试；而“成蜂-5”至“成蜂-8”的处理是将雌蜂单头引入装有 3 头相应小菜蛾 3 龄幼虫的指形管（直径 1.6 cm，长 8 cm）内 30 min，然后取出供试。

表 1 幼期及成虫早期 6 种不同的经历处理

Table 1 Six treatments used to assess effects of immature and early adult foraging experience on subsequent host-plant preferences in *Diadegma semiclausum*

处理编号 Code of treatments	幼期寄主的植物 Host-plants for immature stages	对羽化的处理 Treatments at emergence	羽化后处理及成蜂早期的经历 Post-emergence treatment and early adult experience
幼期-1 Immature-1	白菜 Chinese cabbage	不处理，正常羽化 No treatment，normal emergence	不处理，成蜂接触蜂茧及白菜上小菜蛾薄茧 No treatment. Adult parasitoids contact with their own cocoons and cocoons of *Plutella xylostella* reared on Chinese cabbage
幼期-2 Immature-2	甘蓝 Common cabbage	同上 As above	不处理，成蜂接触蜂茧及甘蓝上小菜蛾薄茧 No treatment. Adult parasitoids contact with their own cocoons and cocoons of *Plutella xylostella* reared on common cabbage
幼期-3 Immature-3	白菜 Chinese cabbage	将蜂茧从寄主薄茧中剥出，羽化时不接触寄主茧 Parasitoid cocoons were taken out of host cocoons，and adults emerged without contact with host cocoons	不处理，成蜂只接触蜂茧，不接触寄主的茧 No treatment. Adults contact with their own cocoons，but did not contact with host cocoons
幼期-4 Immature-4	甘蓝 Common cabbage	同上 As above	同上 As above
幼期-5 Immature-5	白菜 Chinese cabbage	同上 As above	处理，成蜂接触甘蓝上的蜂茧及寄主的薄茧 Treatment. Adults contact with cocoons of parasitoids and *Plutella xylostella* reared on common cabbage
幼期-6 Immature-6	甘蓝 Common cabbage	同上 As above	处理，成蜂接触白菜上的蜂茧及寄主的薄茧 Treatment. Adults contact with cocoons of parasitoids and *Plutella xylostella* reared on Chinese cabbage

表 2　成蜂羽化后的 8 种不同经历处理

Table 2　The Eight treatments used to assess effects of post-emergence experience on subsequent host-plant preferences in *Diadegma semiclausum* adults

处理编号 Code of treatments	幼期寄主的植物 Host-plants in immature stages	羽化后经历 Post-emergence experience of adults
成蜂-1 Adult-1	白菜 Chinese cabbage	小菜蛾幼虫取食过的白菜植株 Chinese cabbage damaged by *Plutella xylostella* larvae
成蜂-2 Adult-2	白菜 Chinese cabbage	小菜蛾幼虫取食过的甘蓝植株 Common cabbage damaged by *Plutella xylostella* larvae
成蜂-3 Adult-3	甘蓝 Common cabbage	小菜蛾幼虫取食过的甘蓝植株 Common cabbage damaged by *Plutella xylostella* larvae
成蜂-4 Adult-4	甘蓝 Common cabbage	小菜蛾幼虫取食过的白菜植株 Chinese cabbage damaged by *Plutella xylostella* larvae
成蜂-5 Adult-5	白菜 Chinese cabbage	白菜上饲养所得的小菜蛾幼虫 *Plutella xylostella* larvae reared from Chinese cabbage
成蜂-6 Adult-6	白菜 Chinese cabbage	甘蓝上饲养所得的小菜蛾幼虫 *Plutella xylostella* larvae reared from common cabbage
成蜂-7 Adult-7	甘蓝 Common cabbage	甘蓝上饲养所得的小菜蛾幼虫 *Plutella xylostella* larvae reared from common cabbage
成蜂-8 Adult-8	甘蓝 Common cabbage	白菜上饲养所得的小菜蛾幼虫 *Plutella xylostella* larvae reared from common cabbage

1.3　测试方法

试验在（25 ± 1）℃、RH 60% ~ 80%、空气基本静止的室内进行。生物测定采用 Y 型嗅觉仪进行。生测前 24 h 分别将白菜和甘蓝上饲养的小菜蛾三龄幼虫 30 头移到每株白菜或甘蓝植株上让其取食，然后将虫菜复合体作为味源供试。Y 型嗅觉仪臂长 20 cm，内径 4.0 cm，两侧臂夹角为 75°，接口均为标准 24 号磨口，两侧臂的上方 50 cm 处放置两只 40 W 日光灯。灯下展布一张 1 m × 1 m 的半透明纸，使光线较均匀地散射在 Y 管所在的空间。每侧臂均用硅胶管与玻璃缸相连，两只玻璃缸分别放置不同的味源。进入玻璃缸的空气先经过活性炭过滤，抽气口连接在 Y 管主臂释放蜂处，抽气速度调节为 400 mL/min。生测时将每头供试雌蜂用一小管由释放口引入，待蜂从小管爬出后计时，若 5 min 内进入侧臂 10 cm 以上，并停留 1 min 以上者记为作出选择，否则为无选择，每个处理至少测试 30 头蜂，每测定 10 头蜂时调换一下 Y 管两臂的方向，以消除管臂位置对雌蜂行为可能产生的影响，每次处理完毕用洗涤剂彻底清洗生测装置，100℃烘干，以消除不同处理间残留气味的影响。生测时间安排在 09：00 ~ 15：00 进行。对实验数据进行 G 检验（Sokal and Rohlf，1995）。

2　结果与分析

2.1　幼期发育及羽化过程中的学习行为

图 1 的结果表明，用白菜饲养的小菜蛾繁殖的雌蜂（幼期-1），对小菜蛾-白菜复合体释放的挥发物的选择性明显大于对小菜蛾-甘蓝复合体释放的挥发物，用甘蓝饲养的小菜蛾繁殖的雌蜂（幼期-2），对小菜蛾-甘蓝复合体释放的挥发物的选择性显著大于对小菜蛾-白菜复合体释放的挥发物；将上述两种植物上饲养的蜂蛹人为地将其与寄主茧隔离后羽化（幼期-3、幼期-4），它们则在小菜蛾-白菜复合体与小菜蛾-甘蓝复合体释放的挥发物之间不再表现出显著的选择性；将白菜上繁殖的雌蜂让其离茧羽化后再与甘蓝上小菜蛾繁殖所得蜂的新鲜茧壳接触后（幼期-5），即表现出对小菜蛾-甘蓝复合体释放的挥发物的嗜好，与此相似，甘蓝上繁殖的雌蜂让其离茧羽化后再与白菜上小菜蛾繁殖所得蜂的新鲜茧壳接触后（幼期-6），即表现出对小菜蛾-白菜复合体释放的挥发物的嗜好。对这 6 个处理的结果进行综合比较可见，成虫期之前的饲养寄主所取食的寄主植物对成虫的行为没有影响，而成虫早期的短暂经历可对其随后的行为反应产生显著的影响。

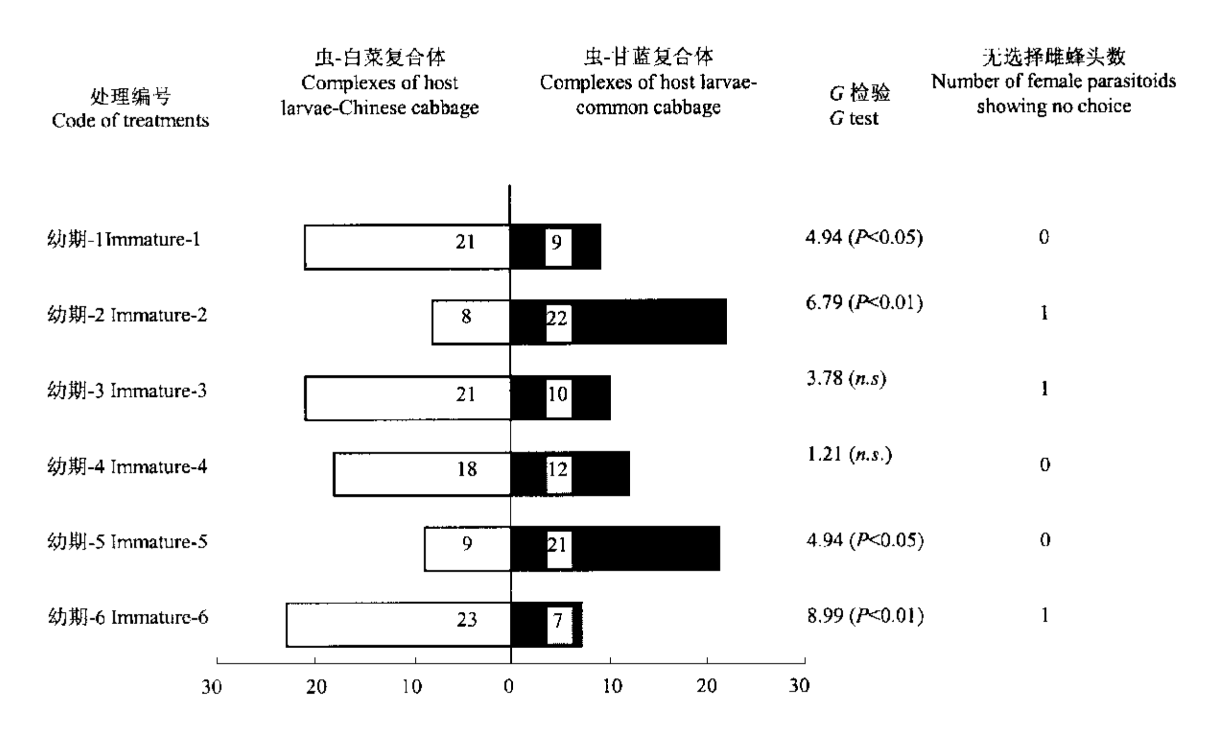


图 1　半闭弯尾姬蜂在幼期和羽化过程中经历不同后对虫-白菜复合体、虫-甘蓝复合体挥发物的行为反应

Fig.1　Response of *Diadegma semiclausum* female adults to volatiles from complexes of host larvae-Chinese cabbage or host larvae-common cabbage, as affected by different experiences in immature stages and post adult emergence

2.2　成虫期的学习行为

2.2.1　经历虫害寄主植物挥发物的学习行为：图 2 的结果表明，用白菜饲养的小菜蛾繁殖的雌蜂，在接触白菜虫损伤植株后（成蜂-1），对小菜蛾-白菜复合体释放的挥发物的选择性显著高于对小菜蛾-甘蓝复合体挥发物的选择性；而在接触甘蓝虫损伤植株后（成蜂-2），则就表现出对小菜蛾-甘蓝复合体的挥发物的嗜好。用甘蓝饲养的小菜蛾繁殖的雌蜂若在接触甘蓝虫损伤植株后（成蜂-3），对小菜蛾-甘蓝复合体释放的挥发物表现出较高的选择性；而在接触白菜虫损伤植株后（成蜂-4），则又趋向于选择小菜蛾-白菜复合体，尽管对两者选择性的差异尚未达到统计上的显著水平，这在一定程度上是由于供试样本数太小所致。对“成蜂-1”与“成蜂-4”的数据进行 2×2 独立性检验表明，两个处理间蜂的选择行为无显著差异（$G=0.741$，$df=1$，$P>0.10$）。

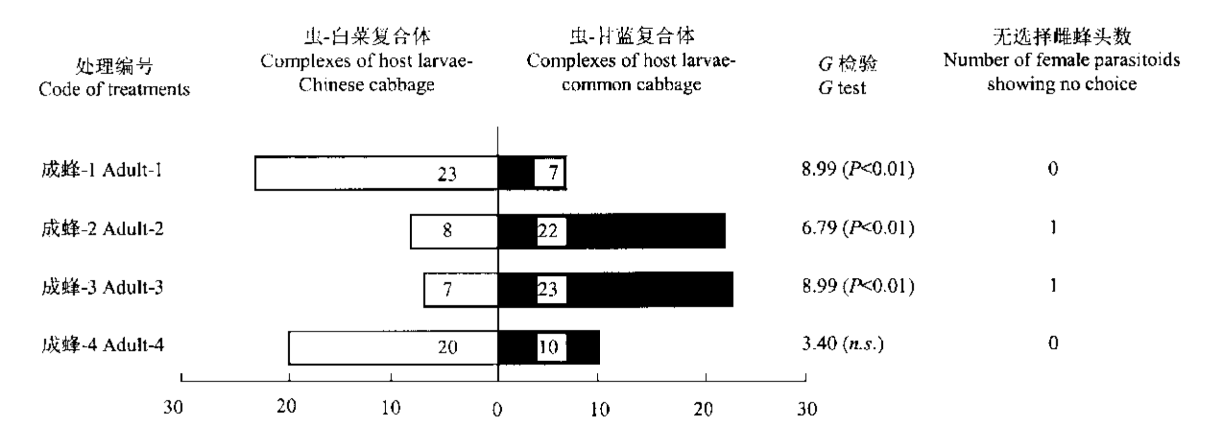


图 2　半闭弯尾姬蜂成虫期经历不同植物后对虫-白菜复合体、虫-甘蓝复合体挥发物的行为反应

Fig.2　Response of *Diadegma semiclausum* female adults to volatiles from complexes of host larvae-Chinese cabbage or host larvae-common cabbage, as affected by different experiences of host plant as adults

2.2.2 经历寄主幼虫挥发物的学习行为：图3的结果表明，用白菜上小菜蛾繁殖的雌蜂，在接触并产卵于白菜饲养的小菜蛾幼虫后（成蜂-5），对小菜蛾-白菜复合体释放的挥发物的选择性显著大于对小菜蛾-甘蓝复合体挥发物的选择性，而同样来源的雌蜂在接触并产卵于甘蓝饲养的小菜蛾幼虫后（成蜂-6），则就表现出对小菜蛾-甘蓝复合体挥发物的嗜好。用甘蓝饲养的小菜蛾繁殖的雌蜂，在接触并产卵于甘蓝饲养的小菜蛾幼虫后（成蜂-7），趋向于选择小菜蛾-甘蓝复合体释放的挥发物，而同样来源的雌蜂在接触并产卵于白菜饲养的小菜蛾幼虫后（成蜂-8），则就趋向于选择小菜蛾-白菜复合体的挥发物。

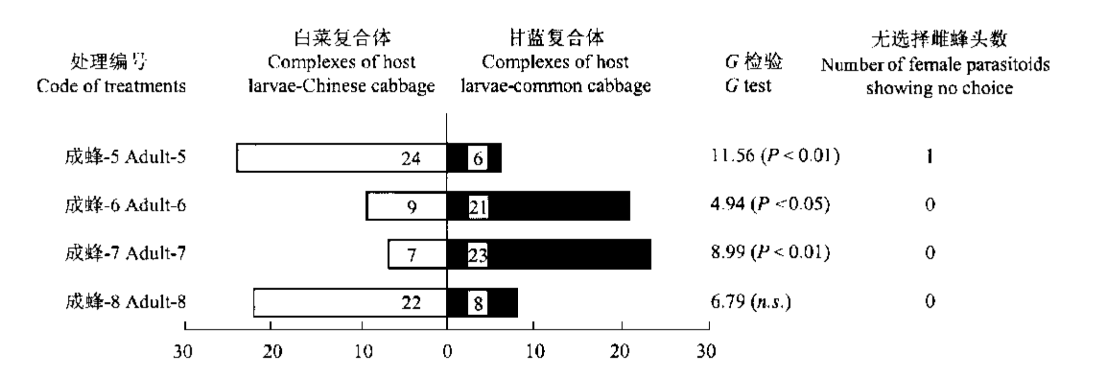


图3　半闭弯尾姬蜂成虫期经历不同植物上饲养的幼虫后对虫-白菜复合体和虫-甘蓝复合体挥发物的行为反应

Fig.3　Response of *Diadegma semiclausum* female adults to volatiles from complexes of host larvae-Chinese cabbage or host larvae-common cabbage, as affected by different adult experience with host larvae previously reared on different host plants

3　讨论

学习行为是指昆虫因受经历的影响而发生的比较长期的和可逆的行为变化（Vet and Dicke，1992）。早期观察表明，成虫行为往往与其幼期发育所在的寄主有关，故认为幼期经历可影响成虫期行为（Hopkins，1917；Thorpe and Jones，1937）。Corbet（1985）对有关的试验证据进行综合分析，指出以往的大多数研究未能区别2种不同的途径：（1）幼虫微栖境的化学信息物残存在蛹壳内外，成虫羽化后首先即接触这些由幼虫栖境遗赠的化学信号，这种短暂经历对其随后的行为产生影响；（2）幼期阶段所取食和接触的物质影响其神经发育进而影响到成虫的行为。Corbet（1985）发现几个较为细致的试验研究表明，成虫羽化后所表现出的寄主选择行为主要或完全是第（1）途径的作用，即以往Hopkins（1917）及其他学者所推论的幼虫期学习实际是成虫早期的学习（early adult learning）。本文中，正常羽化的雌蜂对其幼期发育所在的蔬菜的虫-菜复合体植株释放的挥发物表现出明显的选择性；但当将蜂茧外寄主的薄茧去掉以后让其羽化，则雌蜂对其幼期发育所在蔬菜的虫-菜复合体植株释放的挥发物就不再表现出明显的选择性；而将去掉寄主薄茧后羽化的蜂与在某种蔬菜上繁殖寄主及蜂所得的新鲜茧壳接触后，则又对该种蔬菜的虫-菜复合体植株释放的挥发物具有明显的选择性。由此可见，成虫期之前的饲养寄主对成虫的行为没有影响，而成虫早期的短暂经历，即“羽化条件作用”（emergence conditioning）（Storeck *et al*.，2000）可对其随后的行为反应产生显著的影响。这在其它种类的寄生蜂中也得到了证实，如毁侧沟茧蜂 *Microplitis demolitor*（Hérard *et al*.，1988）、金小蜂 *Dinarmus basalis*（Caubet and Jaisson，1991）、旋小蜂 *Eupelmus vuilleti*（Monge and Cortesero，1996）、蚜茧蜂 *Aphidius colemani*（Storeck *et al*.，2000）等。

“羽化条件作用”可显著影响成虫的行为反应。与此相似，成蜂正常羽化后的经历对其行为反应也可产生明显影响，且往往作用更强。在本试验中，用白菜或甘蓝作为寄主植物繁殖并正常羽化的雌蜂，由于成虫早期的经历，已导致其破茧而出后对幼虫所在寄主植物具有嗜好性。而有关成虫期经历的观察表明，这种成虫早期经历所导致的嗜好，无论是来自于白菜或甘蓝，都会依其随后的经历而迅速改变。这一方面说明成虫期经历对选择行为的有效性和灵活性，同时又从另一角度表明成虫期之前的经历对成虫期的选择行为不产生直接影响。寄生蜂不仅能够对其所经历的寄主植物的虫损伤植株释放的信息化合物进行学习，同样也能对其所经历的寄主幼虫的信号物质进行学习。本文中无论是用白

菜饲养小菜蛾繁殖的蜂，还是用甘蓝饲养小菜蛾繁殖的蜂，当它们接触并寄生某种蔬菜上饲养的小菜蛾幼虫后，就提高了对该种蔬菜的小菜蛾-蔬菜复合体挥发物的选择性。说明半闭弯尾姬蜂在接触并寄生寄主幼虫的过程中，经历了一些与饲养这些幼虫的寄主植物有关的信息化合物，从而增强了对相关植物挥发物的嗜好。大量试验表明，寄生蜂成虫期的学习行为常常是一种联系性学习（associative learning），它们可以将来自寄主植物、寄主以及寄主植物-寄主复合体的信息化合物与寄主联系起来，从而增强在栖境定位过程中定位寄主的能力（Lewis and Tumlinson，1988；Vet and Grenewold，1990；Turlings *et al*.，1993；Geervliet *et al*.，1998）。

寄生蜂的学习行为是一种复杂的生理和行为过程，影响因子众多，刺激类型是最直接的影响因子，除此之外，食性专化程度、寄主发育阶段及寄生蜂的生理状态（如雌蜂的年龄、交配与否、怀卵量、产卵需求、饥饿状态）等都可影响学习的过程和效果。本文只对半闭弯尾姬蜂的学习行为进行了初步研究，证实了该蜂可通过学习行为来调节其行为反应，而有关该蜂学习的神经生理过程等，则有待研究。

参 考 文 献 (References)

Caubet Y，Jaisson P，1991. A post-eclosion early learning involved in host recognition by *Dinarmus basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae). *Anim. Behav.*，42：977–980.

Chua T H，Ooi，P A C，1986. Evaluation of three parasites in the biological control of diamondback moth in the Cameron Highlands，Malaysia. In: Talekar N S，Grings T D eds. Diamondback Moth Management: Proceeding of the First International Workshop. Asian Vegetable Researh and Development Center，Shanhua，Taiwan，173–184.

Corbet S A，1985. Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecol. Entomol.*，10：143–153.

Geervliet J B F，Vreugdenhil A I，Dicke M，1998. Learning to discriminate between infochemicals from different plant-host complexes by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula*. *Ent. Exp. Appl.*，86：241–252.

Hérard F，Keller M A，Lewis W J，1988. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. Ⅳ. Influence of host-diet on host-oriented flight chamber responses of *Microplitis demolitor* Wilkinson. *J. Chem. Ecol.*，14：1 597–1 606.

Hopkins A D，1917. [Contribution to discussion]. *J. Econ. Entomol.*，10：92–93.

Lewis W J，Tumlinson J H，1988. Host detection by chemically mediated associative learning in a parasitic wasp. *Nature*，331：257–259.

Li G H，Liang D R，Meng X L，1995. A new method for collecting eggs of *Plutella xylostella* L. *Entomol Knowl.*，32 (3)：172–173. [李广宏，梁东瑞，孟小林，1995. 收集小菜蛾卵的一种新方法. 昆虫知识，32 (3)：172–173]

Liu S S，Jiang L H，Li Y H，2003. Learning in adult hymenopterous parasitoids during the process of host-foraging. *Acta Entomol. Sin.*，46 (2)：228–236. [刘树生，江丽辉，李月红，2003. 寄生蜂成虫在寄主搜索过程中的学习行为. 昆虫学报，46 (2)：228–236]

Monge J P，Cortesero A M，1996. Tritrophic interactions among larval parssitoids，bruchids，and Leguminosae seeds: Influence of pre-and post emergence learning on parasitoids response to host and host-plant cues. *Ent. Exp. Appl.*，88：293–296.

Ooi P A C，Lim G S，1989. Introduction of exotic parasitoids to control diamondback moth in Malaysia. *Journal of Plant Protection in the Tropics*，6：103–111.

Saucke H，Dori F，Schmutterer H，2000. Biological and integrated control of *Plutella xylostella* (Lep.，Yponomeutidae) and *Crocidolomia pavonana* (Lep.，Pyralidae) in Brassica crops in Papua New Guinea. *Bioc. Sci. Tech.*，10：595–606.

Sokal R R，Rohlf F J，1995. Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research. W. H. Freeman and Company，New York.

Storeck A，Poppy G M，van Emden H F，Powell W，2000. The role of plant chemical cues in determining host preference in the generalist aphid parasitoid. *Aphidius colemani*. *Ent. Exp. Appl.*，97：41–46.

Talekar N S，Shelton A M，1993. Biology，ecology，and management of the diamondback moth. *Annu. Rev. Entomol.*，38：275–301.

Thorpe W H，Jones F G W，1937. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. R. Soc. Lond. B.*，124：56–81.

Tumlinson J H，Turlings T C J，Lewis W J，1992. The semiochemical complexes that mediate insect parasitod foraging. *Agri. Zool. Revi.*，5：221–252.

Turlings T C J，Wäckers F L，Vet L E M，Lewis W J，Tumlinson J H，1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In: Papaj D R，Lewis A C eds. Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives. New York: Chapman & Hall. 51–78.

Vet L E M，Dicke M，1992. Ecology of infochemicals use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.*，37：141–172.

Vet L E M，Grenewold A W，1990. Semiochemicals and Learning in Parasitoids. *J. Chem. Ecol.*，16 (11)：3 119–3 135.

Vet L E M，Lewis W J，Carde R T，1995. Parasitoid foraging and learning. In: Carde R T，Bell W J eds. Chemical Ecology of Insects 2. Chapman & Hall，London. 65–101.

Wang X G，Keller M A，2002. A comparison of the host-searching efficiency of two larval parasitoid of *Plutella xylostella*. *Ecol. Entomol.*，27：105–114.

Yang J C，Chu Y I，Talekar N S，1993. Biological studies of *Diadegma semiclausum* (Hym.: Ichneumonidae)，a parasite of diamondback moth. *Entomophaga*，38 (4)：579–586.